

EL OJO

Introducción

Se estima que hace unos 600 millones de años los organismos unicelulares primitivos eran capaces de responder a “señales” luminosas¹ por ejemplo, la detección de un predador por la percepción de su sombra. Sin embargo no fue hasta la “explosión del Cámbrico”, hace unos 540 millones de años en que se estima que comenzaron a desarrollarse los organismos multicelulares. Poco después de la explosión cámbrica, en los océanos pululaban muchas formas diferentes de vida y los órganos de detección de la luz y del color fueron evolucionando lentamente de formas muy simples a otras cada vez más complejas según las necesidades de las diversas especies.

Los seres humanos dependemos de la visión como uno de los sentidos principales para percibir el entorno, si bien la visión no es el sentido predominante en muchas especies animales que se orientan, por ejemplo, mediante el olfato o el sonido, e incluso mediante detectores infrarrojos como en el caso de algunas serpientes. No es posible aquí hacer un tratamiento amplio del tema y nos limitaremos únicamente a los aspectos de la visión, concretamente en los seres humanos.

La visión es el sentido por el que percibimos el entorno mediante los ojos. Suele pensarse que el ojo es semejante a una cámara fotográfica o cinematográfica; esta apreciación es sumamente simplista, porque el ojo de cualquier animal es un órgano mucho más complejo que cualquier cámara construida por el ingenio humano. Es el resultado de la evolución a lo largo de cientos de millones de años y es, en general, diferente para las diferentes especies animales. Puede decirse que el ojo es una prolongación del cerebro y es la parte que se ocupa de “capturar” las imágenes del entorno, mediante un sistema óptico formado por lentes y medios refractivos que proyectan la imagen sobre una capa de células fotosensibles localizadas en la *retina*, que cumplen varias funciones: la primera convertir la intensidad y color de la imagen en señales electroquímicas, es decir en impulsos nerviosos, que son sometidos a un procesamiento relativamente complejo mediante otras capas celulares en la propia retina para ser enviadas a través del *nervio óptico* al cerebro para su procesamiento final y decisión, por el cerebro, de las acciones a tomar como consecuencia de las imágenes percibidas.

Los mecanismos básicos por los que todos los animales perciben el color son prácticamente los mismos y se debe a que la retina del ojo hay dos tipos de fotorreceptores: *bastones* altamente sensibles a la intensidad luminosa, pero acromáticos, es decir, sólo perciben la luz en una escala de grises² y *conos* que varían en el tipo de ftopigmentos y pueden percibir el color. Generalmente los conos se clasifican en cuatro grupos³: SWS1 sensibles a longitudes de onda muy cortas, de frecuencia superior a la del azul y que se sitúan en la región del ultravioleta (UV), SWS2, sensibles a longitudes cortas de onda y se sitúan en la región del azul, MWS, sensibles a longitudes de onda

¹ Esta propiedad se designa como *fototaxis*.

² Una imagen en escala de grises va del negro al blanco siguiendo variaciones del color gris, a diferencia de una imagen *bitonal* en que sólo hay dos estados: blanco o negro. Así decir que una imagen es en “blanco y negro” es incorrecto. La imagen en escala de grises se dice que es *acromática*.

³ En el ojo humano hay tres tipos de conos que responden al azul (B), verde (G) y rojo (R). Esta es la designación más habitual. La que se da en el texto es más amplia y precisa e incluye a la visión tanto en animales como en el ser humano.

medias (verde) y LWS⁴ a longitudes de onda “grandes” (rojo).

En las especies animales, los estudios realizados muestran diferencias comparativas en la percepción de color, tanto en una misma especie como entre especies diferentes. Se sabe que los primates (el ser humano es un primate), tienen tres tipos de conos, es decir, son tricromáticos. Otras especies, como las ardillas, conejos y gatos son dicromáticos, en tanto que algunas especies como peces, tortugas y algunos insectos son tetracromáticos y algunas aves tienen hasta cinco diferentes tipos de conos (pentacromáticos), entre las que se encuentran las águilas y las palomas⁵.

De los insectos, se sabe que los himenópteros, como las abejas, avispas y hormigas, excepto las arañas, tienen tres tipos de fotorreceptores espectrales, de los que uno es sensible a la luz ultravioleta y también son sensibles al patrón de polarización de la luz, que es importante para la navegación aérea, a diferencia de las mariposas que poseen una considerable variedad de sensibilidades espectrales.

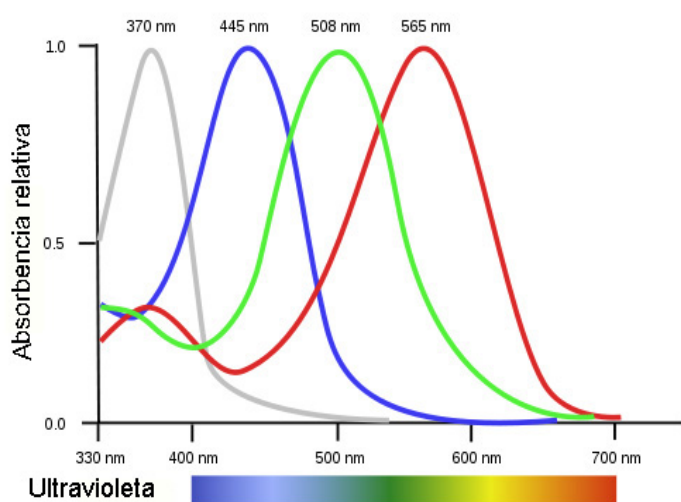


Fig. [] Respuesta espectral tetracromática

Los peces tienen visión cromática bien desarrollada y en la mayoría de las aves la visión de color es tetracromática, con respuestas espectrales de los conos como se ilustran en la figura []. En la sección dedicada a la retina trataremos con mayor amplitud la respuesta del ojo humano. Por otra parte, muchas de las especies de mamíferos tienen una pobre visión cromática, entre otras, las ratas, conejos, gatos y perros y en la mayoría de las especies nocturnas el sistema visual ha evolucionado para percibir niveles de iluminación muy bajos, en cuyo caso su retina tiene abundancia de bastones y la visión es principalmente monocromática.

Estructura del ojo

En una primera aproximación, muy simplista como se mencionó en un párrafo anterior, el ojo puede compararse con una cámara, pero sólo en dos aspectos: puede captar una escena tridimensional y proyectarla como una *imagen* bidimensional sobre una placa plana fotosensible, que en el caso de la cámara está cubierta de sustancias químicas que cambian al incidir sobre ellas la luz o bien de sensores electro-ópticos como los CCD⁶ en las cámaras digitales actuales. En el ojo la imagen se proyecta no sobre una placa plana, sino sobre una capa de celdas fotosensibles en el interior del ojo cuya forma es prácticamente esférica. El otro aspecto es que en una cámara el enfoque se realiza variando la distancia focal entre la lente y la placa fotosensible, es decir, acercando o

⁴ SWS = Short Wave Sensor, MWS = Medium Wave Sensor y LWS = Long Wave Sensor.

⁵ Buena parte de este material procede del artículo *Animal vision perception*, de Elena Mascalzoni y Lucía Regolín, publicado en *Advanced Review*, Vol. 2, Enero/Febrero de 2011 de John Wiley & Sons, Ltd.

⁶ CCD = Dispositivo acoplado por carga (*charge coupled device*)

alejando la lente por medios mecánicos bien sea manual o electrónicamente. En el ojo el enfoque se realiza variando automáticamente el espesor de uno de los componentes del sistema óptico del ojo: la lente o cristalino. Esta acción es consecuencia del procesamiento de la imagen por el cerebro que transmite las señales necesarias a los músculos responsables de la *acomodación* del ojo⁷. En la cámara no se realiza ningún procesamiento de la imagen, excepto en las cámaras digitales que realizan una conversión analógico-digital de la señal y eventualmente, en algunos casos le aplican algún tipo de compresión, por ejemplo JPEG u otra técnica para reducir la información y en las que se aprovechan las características perceptuales de la visión humana⁸.

En términos muy generales y simplificados puede decirse que el ojo contiene un sistema óptico, responsable del enfoque preciso de las imágenes sobre un sistema fotorreceptor, responsable de convertir la intensidad y matiz (color) de la imagen en impulsos nerviosos, procesarlos y transmitirlos al cerebro.

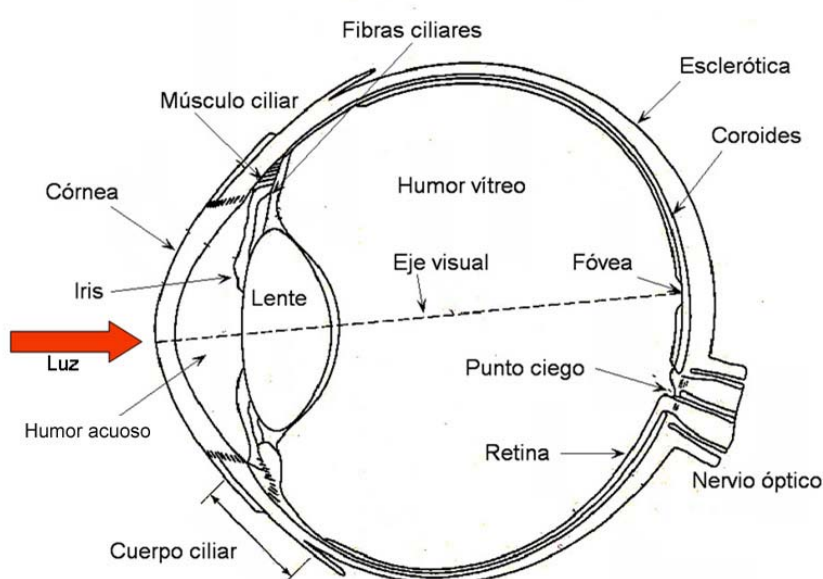


Fig.[1]. Diagrama simplificado del ojo.

El globo ocular tiene forma esférica, ligeramente aplanada en su parte anterior, con un diámetro de alrededor de 24 mm, cuya estructura se ilustra esquemáticamente en la figura [1]. Lo forman tres capas o túnicas, la exterior, designada como *esclera* o *esclerótica*, es una capa protectora formada por tejido fibroso denso, blanco y opaco, con un espesor que varía entre 0.3 y 1 mm. En la parte anterior del ojo, la esclerótica se modifica para formar la *córnea*, clara y transparente, a la que se debe la mayor parte del poder refractivo del ojo (43 dioptrías⁹). La segunda túnica, denominada *coroides*, es una membrana muy vascularizada, de aproximadamente 0.2 mm de espesor que contiene numerosos vasos sanguíneos cuya función principal es suministrar nutrientes al ojo. La mayor parte de la superficie interior de esta capa, especialmente en la porción posterior del ojo, está considerablemente pigmentada con un pigmento negro, la *melanina*, que evita la reflexión de la luz por todo el globo ocular. Esto es sumamente importante para una visión clara y la función del pigmento es similar al revestimiento negro del interior de una cámara fotográfica. Sin él, los

⁷ Véase este tema en la sección [] de este capítulo.

⁸ Este tema se trata con mayor amplitud en el capítulo relativo a la compresión de imágenes.

⁹ La *dioptría* es la medida del poder refractivo de una lente y es igual al recíproco de la longitud focal en metros.

rayos de luz se reflejarían en todas direcciones dentro del ojo y se produciría una iluminación difusa de la retina que impediría apreciar el contraste entre puntos oscuros y claros, indispensables para la percepción de los detalles finos de las imágenes. Las personas que carecen de melanina, como los albinos, tienen agudeza visual muy reducida, aún con la mejor corrección óptica posible.

En su parte anterior, la coroides termina en tejido muscular que forma el *cuerpo ciliar*, una estructura que no sólo soporta a la *lente del cristalino*, sino que también proporciona el mecanismo mediante el cual la forma de la lente puede ajustarse en el acto de *acomodación*. La lente contribuye aproximadamente a 1/3 del poder refractivo del ojo, en tanto que la córnea contribuye con los 2/3 restantes. El poder refractivo total del ojo humano es de alrededor de 60 dioptrías. En el extremo anterior, la coroides se plega en un diafragma concéntrico y forma el *iris*, a través de cuyo centro (la *pupila*) la luz pasa al interior del ojo. El iris cuenta con fibras musculares radiales y circulares que permiten la dilatación y contracción de la pupila, lo que permite ajustar la cantidad de luz que penetra al ojo a fin de conseguir una imagen bien definida sobre la retina.

A continuación de la coroides hacia el interior del ojo se encuentra la *retina*, que es la parte más importante del ojo en lo que atañe a la visión. Es una membrana compuesta de células fotosensibles que transforman o *transducen*¹⁰ los estímulos luminosos en energía electroquímica, es decir en impulsos nerviosos, que son subsecuentemente procesados por otros conjuntos de células nerviosas y conducidos al cerebro a través del *nervio óptico*. La estructura y funcionamiento de la retina se tratan con algo más de amplitud en la sección [].

Sistema Óptico.

Las componentes del sistema óptico son: la córnea, el cristalino o lente, el iris o pupila, el humor acuoso y el humor vítreo. La córnea, el cristalino y los humores acuoso y vítreo constituyen los medios refractivos del ojo. Los elementos asociados son, en este caso, los músculos ciliares que permiten variar el espesor del cristalino y los asociados al ajuste del diámetro de la pupila.

El sistema óptico del ojo está conformado de modo que produce una imagen reducida e invertida del campo visual sobre la retina. El sistema se comporta como una lente compuesta ya que la refracción no ocurre sólo en dos superficies como en una lente simple, sino en cuatro superficies separadas que son las partes anterior y posterior de la córnea y de la lente del cristalino. Cada superficie es aproximadamente esférica y en la interfaz óptica entre el aire y la superficie anterior de la córnea la desviación de un rayo luminoso es hacia el eje. El efecto de las cuatro superficies tiende a hacer que los rayos de luz converjan sobre la retina. Si los rayos que inciden sobre la córnea son paralelos, es decir, que proceden de un punto distante, el efecto neto de las refracciones en las cuatro superficies es hacer converger los rayos enfocándolos en un punto del sistema óptico que, en el ojo normal o emetrópico está en la retina, cercano al nervio óptico. El mayor cambio de dirección del haz luminoso se tiene donde la diferencia entre los índices de refracción de los medios es mayor y esto ocurre cuando la luz pasa del aire a la córnea cuyo índice de refracción es de 1.3376. Los índices de refracción del humor acuoso, el medio entre la córnea y el cristalino y el del humor vítreo entre el cristalino y la retina, son muy cercanos al índice de refracción de la córnea y su valor es de 1.336, de modo que la curvatura de los rayos en la superficie cóncava posterior de

¹⁰ Un transductor es un elemento que convierte un tipo de energía, por ejemplo química en otro, por ejemplo, eléctrica.

la córnea es pequeño.

La lente del cristalino tiene un índice de refracción mayor que el de los humores acuosos que lo rodean, con un valor de 1.406, de modo que las superficies de la lente contribuyen a la convergencia, generalmente la posterior más que la anterior ya que aquélla tiene una radio de curvatura menor que ésta, como puede apreciarse en la figura [2]. En la tabla [1] se muestran los parámetros promedio de los medios refractivos del ojo.

Córnea		
Índice de refracción	$n_D=1.376$	
Diámetro de la lente	$d=0.5 \text{ mm}$	
Radios de curvatura	$r_1=7.7 \text{ mm}$	$r_2=6.8 \text{ mm}$
Poder refractivo	45 dioptrías	
Humor Acuoso		
Índice de refracción	$n_D=1.336$	
Diámetro de la lente	$d=3.1 \text{ mm}$	
Cristalino		
Índice de refracción	Variable; $n_D=1.41$ en el núcleo a $n_D=1.37$ en la periferia	
Diámetro de la lente en reposo	$d=3.6 \text{ mm}$	
Radios de curvatura en reposo	$r_1=10 \text{ mm}$	$r_2=-6 \text{ mm}$
Poder refractivo	18 dioptrías	
Humor Vítreo		
Índice de refracción	$n_D=1.337$	

Tabla [1]. Parámetros del ojo como instrumento óptico

Córnea

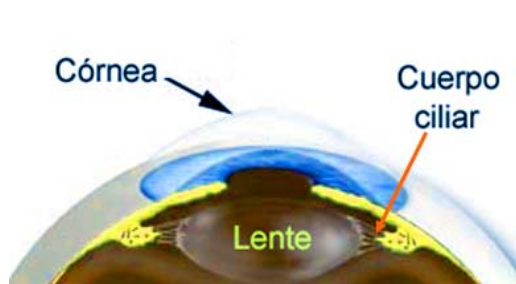


Fig. [2] Córnea, lente y cuerpo ciliar

La córnea es una membrana de tipo cartilaginoso, transparente, con un diámetro de alrededor de 12 mm, en forma de cúpula, que cubre la parte frontal del ojo, como se ilustra en la figura [2]. Excepto en los bordes, no contiene vasos sanguíneos, pero contiene numerosos nervios y es muy sensible al dolor o al tacto. En su porción anterior se nutre con oxígeno de las lágrimas y la parte posterior está bañada por el humor acuoso. Protege a la pupila y al iris, así como al interior del ojo de la

penetración de objetos extraños y es ópticamente el elemento refractivo más potente del sistema de enfoque del ojo. Al pasar la luz a través de la córnea se refracta parcialmente antes de alcanzar la lente del cristalino. La peculiar curvatura de la córnea, que es esférica en la infancia pero cambia con la edad, es la responsable de su poder refractivo. Cuando la curvatura se vuelve irregular produce un defecto de enfoque designado como *astigmatismo* en que las imágenes parecen elongadas o distorsionadas.

Pupila

El iris es la estructura que determina el color del ojo y tiene forma de anillo como se muestra en la figura []. Es una estructura contráctil formada por músculo suave, cuyo centro es la *pupila*, un hueco transparente que permite que la luz entre hasta la retina. Parece como de color negro ya que la mayor parte de la luz que entra es absorbida por los tejidos interiores del ojo. En el ojo humano la pupila es redonda, pero en otras especies, tales como los gatos, las pupilas son en forma de una abertura larga y estrecha similar a una rendija.

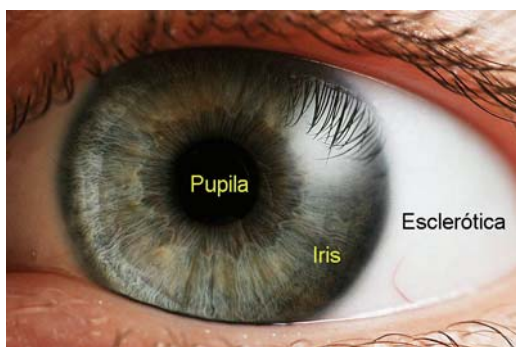


Fig. []. Iris y pupila

La pupila actúa como el diafragma de una cámara fotográfica, regulando la cantidad de luz que penetra en el interior del ojo, está en constante actividad y sujeta a un número de reflejos diversos. Aún cuando la pupila se contrae cuando el iris es estimulado directamente por la luz, normalmente se contrae como resultado de la estimulación de la luz sobre la retina en una medida que depende de la adaptación del ojo. La respuesta pupilar a la luz que incide en la parte central de la retina es mucho mayor que la de la que incide en sus zonas periféricas.

El umbral de la respuesta pupilar de la región central de la retina, cuando está adaptada a la oscuridad, corresponde muy cercanamente al umbral de visión de los conos.

Cristalino

El cristalino o lente es un órgano transparente en forma de lente biconvexa menos curvada en su superficie anterior que en la posterior y suspendido en el interior del ojo por fibras zonulares¹¹ designadas como zónulas de Zinn o zónulas ciliares sujetas a la lente en forma de cinturón de polo a polo. La parte anterior de la lente está bañada por el humor¹² acuoso y la posterior por el humor vítreo. La lente es una masa de células fibrosas transparentes y comprimidas encerradas en una cápsula colágena¹³ elástica. En la sección horizontal las fibras se cortan longitudinalmente para dar una apariencia semejante a una cebolla en tanto que verticalmente la apariencia es de una colmena. El epitelio que cubre la superficie anterior de la cápsula sirve de origen a las fibras de la lente tanto durante el desarrollo embrionario y fetal como en la infancia y la edad adulta y continúa creciendo debido a la adición de nuevas fibras a lo largo de la vida.

La lente es de forma elipsoidal biconvexa cuya superficie anterior, como ya se mencionó, tiene menos curvatura (mayor radio) que la posterior. Tiene un diámetro del orden de 10 mm y la longitud axial de la lente es de unos 4 mm, pero estas dimensiones varían a causa del proceso de acomodación y porque la lente continua creciendo con la edad.

Acomodación. La acomodación es la función que realiza la lente para enfocar la imagen correctamente sobre la retina y en ella interviene el cuerpo ciliar, el proceso¹⁴ ciliar y el músculo ciliar

¹¹ *zónula*: pequeña zona en forma de cinturón.

¹² La palabra *humor* tiene origen medieval y designa uno de los cuatro fluidos que se pensaba constituían el cuerpo y cuyo balance se creía que determinaba los estados físico y emocional de la persona.

¹³ El colágeno es una escleroproteína presente en el hueso, cartílago, tendones y otros tejidos conectivos.

¹⁴ El término *proceso*, no tiene aquí el significado que da la RAE. En fisiología designa una prolongación o proyección natural de una

para variar, involuntariamente, el espesor de la lente, consiguiendo así modificar su longitud focal de forma automática o involuntariamente, a diferencia de las cámaras fotográficas en que el enfoque se realiza variando manual o electrónicamente la distancia de la lente a la placa en que se proyecta la imagen.

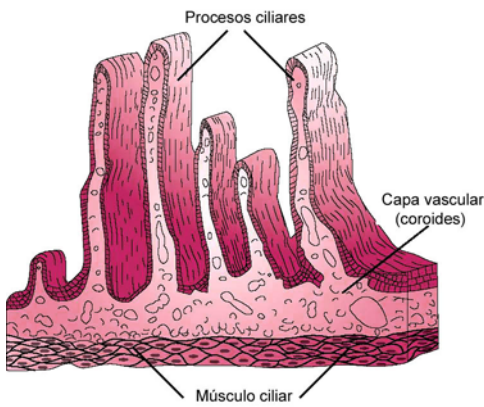


Fig. []. Proceso ciliar

El cuerpo ciliar es una prolongación de la esclera o esclerótica, la capa exterior que rodea el ojo que, en la cercanía del iris y la córnea se plega hacia adentro del ojo en la forma que se muestra en la figura []. Los procesos constituyen una de las dos zonas del cuerpo ciliar del ojo y están formadas por los plegamientos de las diversas capas de la coroides. Segregan, además los fluidos necesarios para nutrir la lente, la córnea y el humor acuoso.

El cuerpo ciliar es parte de la túnica vascular (coroides) del ojo, que conecta la coroides al iris y está formado por los músculos ciliares y los procesos ciliares. Los procesos radian del músculo ciliar y de ellos emanan ligamentos, las zónulas de Zinn, que soportan la lente del ojo. El músculo ciliar forma la parte principal del cuerpo ciliar y realiza la función de acomodación del ojo. Esta situación se ilustra en la figura [].

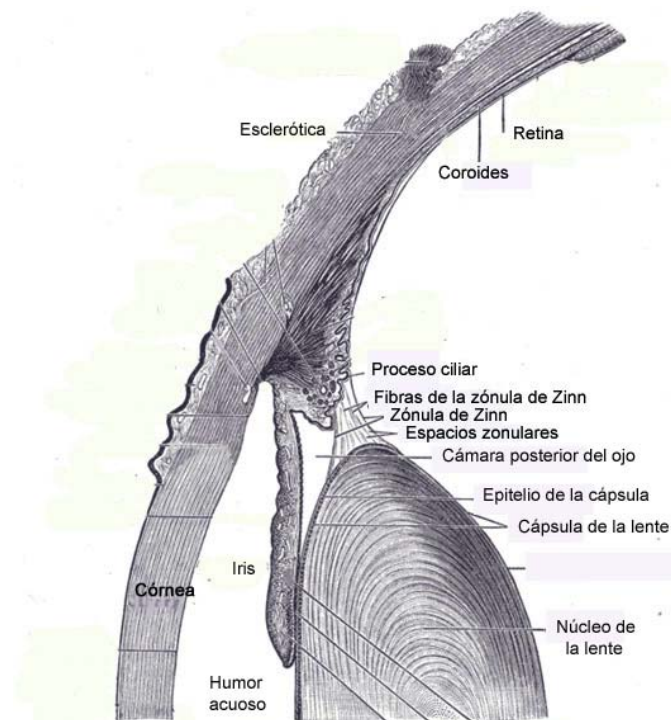


Fig. []. Cuerpo ciliar y lente del cristalino

(Fuente: Gray, H. *Anatomy: Descriptive and Surgical*. Crown Publisher, 1958)

Por la acción del cuerpo ciliar y mediante un proceso complejo, la lente puede volverse más o menos convexa, con lo que cambia su distancia focal. Así, el ojo puede *acomodarse* a la visión de

objetos cercanos o distantes. En esta acción de acomodación, el radio de la superficie frontal aumenta o disminuye, variando así el espesor de la lente, como se ilustra en la figura [].

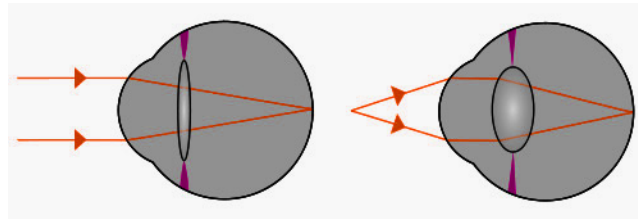


Fig. []. Acomodación del ojo

Al aumentar la edad del individuo, la densidad media de la lente aumenta y ésta se vuelve más dura y menos elástica, de modo que la función de acomodación es menos efectiva. La pérdida de acomodación se ilustra en la figura 3.9, en que se muestra la distancia de acomodación respecto a la edad, para la menor distancia de los objetos al ojo. De esta figura se infiere que alrededor de los 60 años de edad, prácticamente no existe acomodación y se dice que el sujeto padece de presbicia en cuyo caso requiere por lo general gafas para la visión cercana.

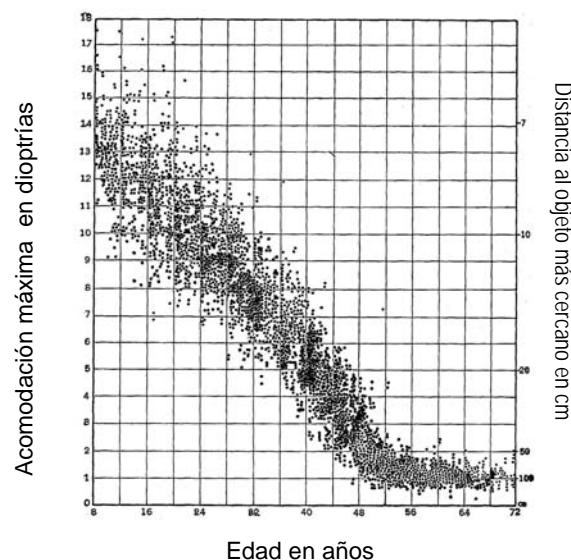


Figura 3.9. Pérdida de acomodación con la edad, de datos obtenidos de más de 4200 ojos. (Fuente: Pender & McIlwain, *Communications Electronics* 4th Edition Willey 1957)

Cataratas

Las cataratas son una anomalía del cristalino especialmente frecuente que aparece en las personas mayores de cincuenta a sesenta años. Una catarata es un área o áreas blanquecina y opaca en el cristalino. En las primeras etapas de su formación se desnaturalizan las proteínas de algunas de las fibras del cristalino. Más tarde estas proteínas se coagulan y forman áreas opacas que substituyen a las fibras proteicas transparentes normales. Cuando una catarata ha obstruido tanto la transmisión de la luz que impide en gran medida la visión, como se ilustra en la figura [], se hace necesaria una intervención quirúrgica para extirpar el cristalino y substituirlo por una lente intraocular artificial, con una potencia óptica del orden de 20 dioptrías. En la actualidad una técnica empleada con frecuencia es la conocida como *facoemulsificación*.

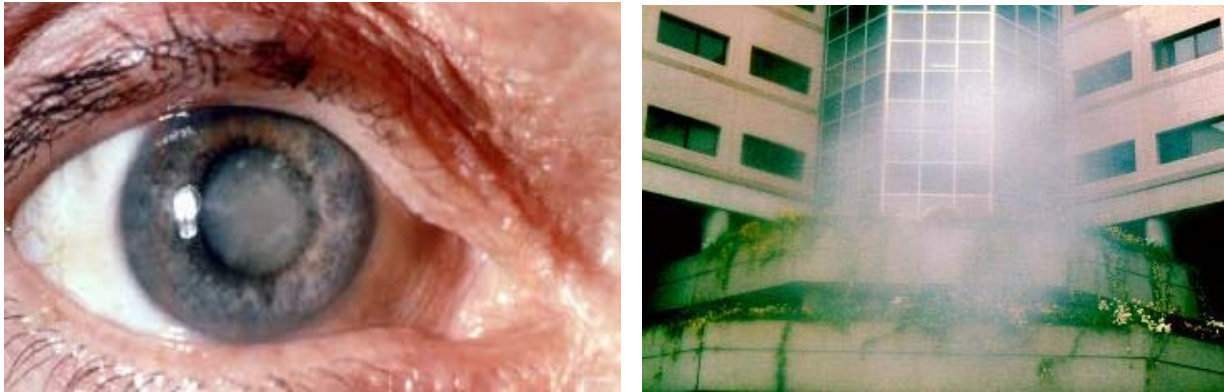
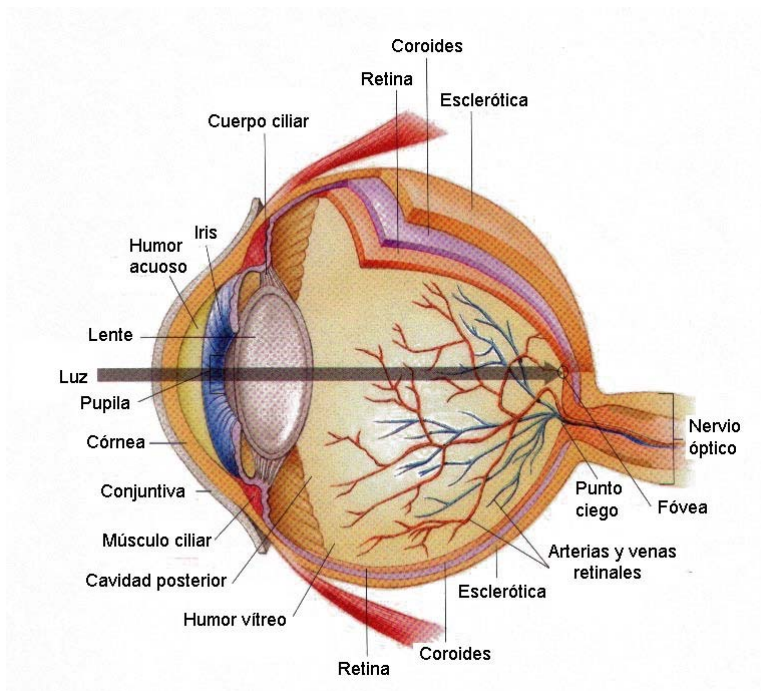


Fig. []. Catarata en el ojo e imagen percibida.

Humor acuoso. Es un fluido transparente que llena la cámara anterior del ojo, entre la córnea y la lente del cristalino, con una composición similar al plasma sanguíneo, pero sin las proteínas que contiene éste. Se forma y reabsorbe continuamente de modo que el equilibrio entre ambos procesos regula el volumen y la presión del líquido intraocular¹⁵.

Humor vítreo. También designado como *cuerpo vítreo*, ocupa la cámara posterior del ojo, entre el cristalino y la retina y es una masa gelatinosa, notable por la escasa cantidad de materia que contiene. El material sólido está constituido por una forma de colágeno, la vitrosina y ácido hialurónico. Su composición es muy similar a la de la córnea pero la proporción de agua es mucho mayor que en la córnea y contiene una población de células especializadas, hialocitos, que pueden contribuir a la ruptura y renovación del ácido hialurónico. Una función del cuerpo vítreo es mantener a la retina presionada sobre la coroides.

La Retina



La retina es la parte del ojo que recibe la luz y la convierte en energía electroquímica, que activa los nervios que conducen los mensajes visuales al exterior del ojo, hacia el cerebro. Es una estructura nerviosa sumamente compleja y, de hecho, es una extensión del cerebro.

Como se aprecia en la figura [], la retina es la túnica interior del ojo que recubre prácticamente toda la cavidad posterior y contiene alrededor de 50 tipos distintos, morfológica y funcionalmente, de células neuronales entre las que se encuentran las células fotosensibles que, como se

¹⁵ Guyton, A.C. *Tratado de Fisiología Médica* 8ª Edición. McGraw-Hill Interamericana. 1991.

mencionó en párrafos anteriores son de dos tipos: conos y bastones. En la porción posterior de la retina y cercana al nervio óptico, se encuentra una zona designada como *fóvea* en el centro de una región no claramente definida, designada como *mácula lútea*, sobre la que se enfoca la imagen exterior percibida por el ojo.

Prácticamente la totalidad de los fotorreceptores en la fóvea¹⁶ son conos y, fuera de esta zona y en el resto de la retina los fotorreceptores son bastones. El número de bastones en la retina, todos situados en el exterior de la fóvea, es de aproximadamente 120 millones, en tanto que el número de conos es de unos 6 millones, en su mayoría situados en las regiones foveal y parafoveal¹⁷.

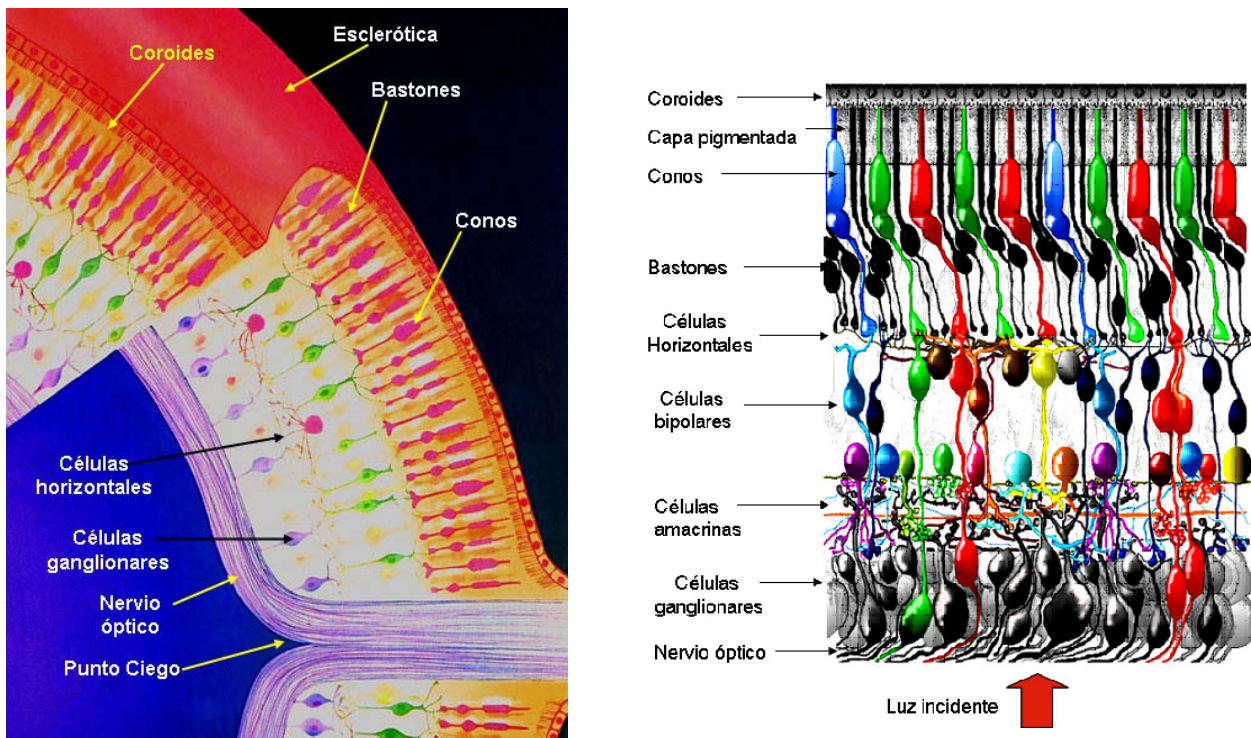


Fig. []. Estructura de la retina

El espesor medio de la retina en un ojo normal es de unas 300 micras excepto en la fóvea que forma una especie de pozo en la retina cuyo espesor es de unas 185 micras. En la periferia de la retina el diámetro de los bastones es de 2 a 5 micras y el de los conos fuera de la zona foveal de unas 5 a 8 micras, en tanto que la fóvea está poblada exclusivamente por conos cuyo diámetro es de unas 1.5 micras, es decir están fuertemente empaquetados. En la figura [] se muestra con algo más de detalle la estructura de la retina en que se aprecia que las células fotorreceptoras se encuentran en su capa más interior, en contacto con la capa o *epitelio pigmentado*, una capa de células pigmentadas justo en el extremo más interior de la retina neurosensora, que nutre a las células visuales y está firmemente sujeto a la coroides como se aprecia en las figuras anteriores. El pigmento es oscuro y absorbe la luz no capturada por las células fotosensibles evitando así su dispersión al interior del ojo.

¹⁶ Aquí utilizamos el término fóvea acentuado. En la literatura se encuentra también sin acento, de modo que las dos designaciones pueden considerarse correctas.

¹⁷ Sharp, P.F. and Philips, R. *The Perception of Visual Information*, 2nd Ed. . Hendee, W.R. and Wells, P.N.T. Editors. Springer-Verlag. 1997.

Distribución de los fotorreceptores en la retina.

En la figura [] se ilustra la distribución de los dos tipos de fotorreceptores, conos y bastones, en la retina y, como puede apreciarse, los conos están concentrados casi en su totalidad en la zona de la fovea, disminuyendo su densidad rápidamente en la mácula y reduciéndose aún más en el resto de la retina. Por otra parte, en la fovea prácticamente no hay bastones, pero su densidad aumenta rápidamente hasta alcanzar un máximo a alrededor de 20° de la fovea.

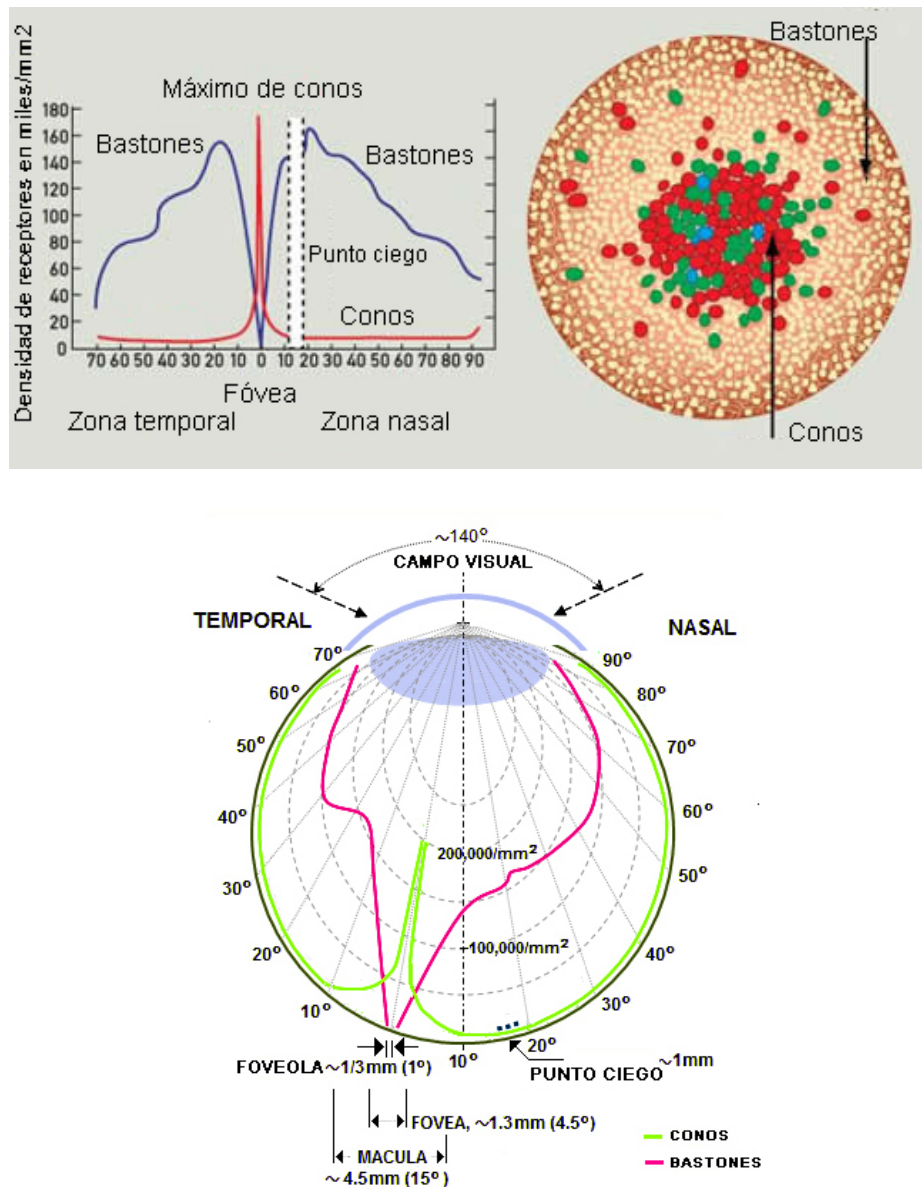


Fig. []. Distribución de conos y bastones en la retina

La fovea se encuentra en el eje óptico del ojo, a unos 15° del punto de penetración del nervio óptico y de los vasos vasculares que nutren el ojo. En ese punto de penetración del nervio hay ausencia total de fotorreceptores y se designa como *punto ciego*.

Los conos responden a niveles de intensidad luminosa relativamente altos y son responsables de

la visión diurna o *fotópica* así como de la visión del color.

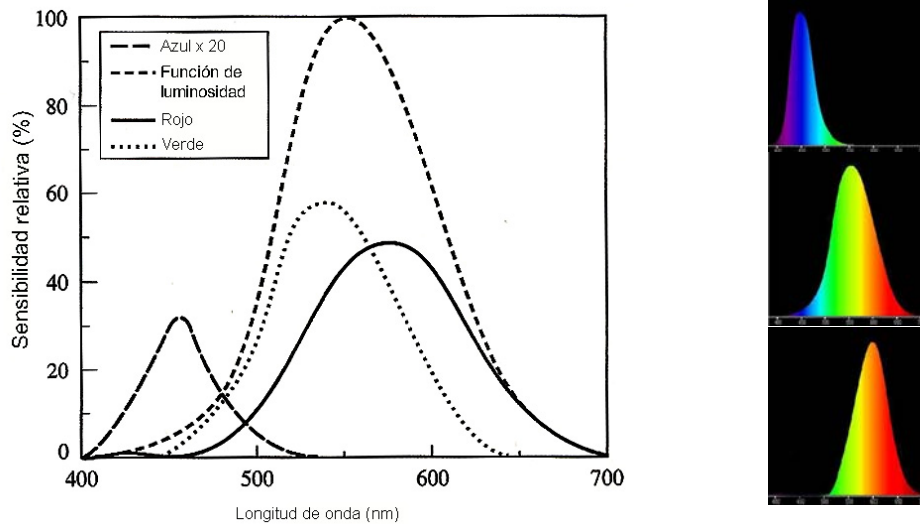


Fig. []. Respuesta espectral de los conos en el ojo humano

Como puede apreciarse en la figura las respuestas de los tres tipos de conos son de tipo aproximadamente gaussiano y, por consecuencia se solapan. Estas respuestas tienen un máximo a unos 450 nm (B), 540 nm (G) y a alrededor de 560 nm (R). Este solapamiento permite percibir una gran variedad de colores. En la figura se muestra la *función de luminosidad* para los conos, que corresponde a la respuesta total o promedio de los tres tipos de conos. Estrictamente, puede decirse que los conos son ciegos al color, sólo que son espectralmente selectivos

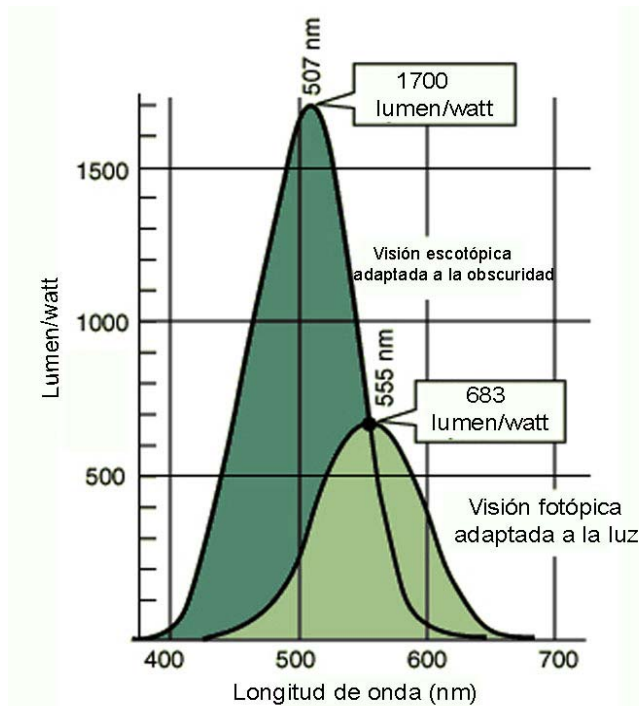


Fig. []. Sensibilidades de bastones y conos

En realidad los bastones son mucho más sensibles que los conos, los cuales no responden a niveles de iluminación muy bajos. En condiciones de muy poca iluminación los conos prácticamente no funcionan y son los bastones los que actúan. Los bastones, aún cuando su respuesta espectral máxima es alrededor de 555 nm no responden al color, de modo que la imagen que percibe el ojo adaptado a la oscuridad es monocromática o en escala de grises.

Por el contrario en condiciones de iluminación con luz, los bastones contribuyen muy poco a la visión y son los conos los que generan las señales visuales. La diferencia en las sensibilidades de los bastones y conos se ilustra en la figura []. La sensibilidad máxima de los bastones se tiene alrededor de 507 nm, en tanto que la de los conos ocurre alrededor de los 555 nm.

Características de los fotorreceptores.

Los fotorreceptores son neuronas modificadas que, estructuralmente semejan a células epiteliales alargadas con uno de sus extremos sumergido en la capa pigmentada de la retina y el otro extremo, en forma de cilio que se conecta al cuerpo celular formado por cuatro capas: células horizontales, células bipolares, células amacrinas y células ganglionares como se muestra en la figura [].

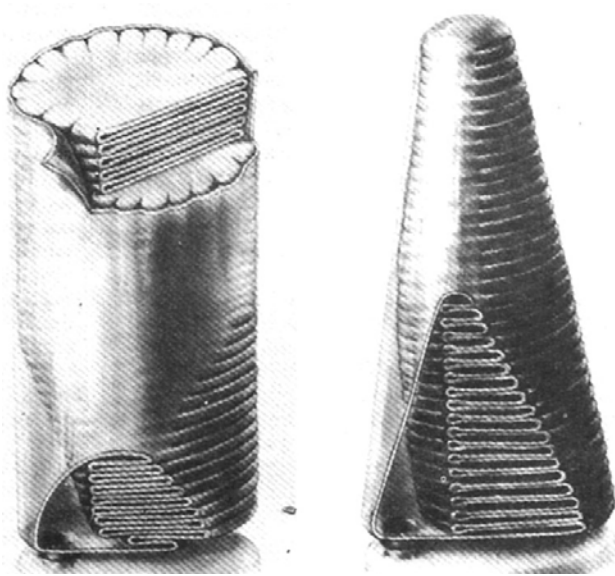


Fig. [] Bastón y cono.

El conjunto de células en la retina realiza, de hecho, un preprocesado de la imagen percibida en la retina, como trataremos más adelante. En la retina hay una pequeña zona carente de fotorreceptores que se designa como *punto ciego* y es la zona en que el nervio óptico penetra al ojo.

Como se puede apreciar de la figura [], los pigmentos visuales están “empaquetados” en discos rodeados por una membrana dentro de los segmentos exteriores. El acoplamiento de los pigmentos fotorreceptores a las membranas celulares aumenta la superficie disponible para la captura de la luz. En los bastones los discos son discontinuos y empaquetados como una pila de monedas dentro de la membrana plasmática. En los conos los discos van reduciendo

su tamaño hacia el final de la célula y sus membranas son continuas con la membrana plasmática. Las células fotorreceptoras son sumamente delicadas y vulnerables a cualquier daño. Si la retina se desprende, los fotorreceptores comienzan a degenerar y se destruyen fácilmente, entre otros factores, por la luz intensa y por radiación de microondas que incida directamente sobre la retina.

Adaptación.

Al pasar de una zona iluminada a una zona oscura, la visión tarda un tiempo en percibir los

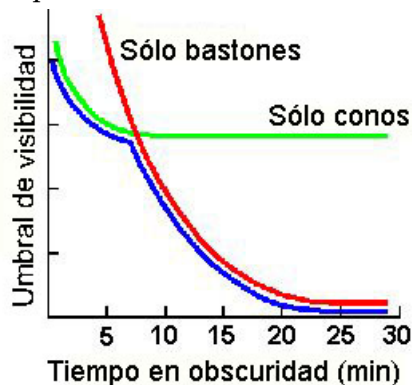


Fig. []. Adaptación de los bastones

detalles en la zona de baja iluminación. Ello se debe a que con baja iluminación, la intensidad luminosa no alcanza el umbral de excitación de los conos y estos dejan de funcionar. Sin embargo los bastones mantienen la visión aunque requieren un tiempo de *adaptación*, como se muestra en la figura []. En condiciones de baja iluminación no es posible ver en color, si bien los conos responderán a estímulos luminosos suficientemente intensos. Por ejemplo, un conductor en una carretera rural a “obscuras” puede percibir el color de una luz de advertencia de suficiente intensidad. La duración del período de adaptación depende de dos factores:

1. Cuanto mayor sea el nivel de adaptación inicial, el tiempo de adaptación es mayor.

2. Cuanto menor sea el nivel de adaptación final, la duración del período de adaptación será mayor.

Por ejemplo, una persona que entra a un cine o teatro en el día, tardará más en adaptar su visión a la obscuridad que si entra de noche, pues el nivel de adaptación inicial es mayor en la noche que en el día. La velocidad de adaptación también depende de otros factores, que incluyen la longitud de onda, tiempo de visión en luz intensa, área de la retina iluminada y edad de la persona.

También puede hablarse de adaptación a la luz, que es la inversa de la adaptación a la obscuridad. Cuando los ojos conmutan de la obscuridad a la luz sufren también una pérdida temporal de visión. Sin embargo la adaptación a la luz es mucho más rápida que la adaptación a la obscuridad.

No debe confundirse la *adaptación* con la *acomodación*. Esta última se refiere a la capacidad de la lente del cristalino para modificar su curvatura y conseguir el enfoque correcto de la imagen sobre la retina.

Transducción visual.

La transducción visual es el proceso mediante el cual la excitación luminosa inicia impulsos nerviosos. La detección de luz se lleva a cabo en los discos de la membrana del segmento exterior. Estos discos contienen miles de moléculas de *rodopsina*, la molécula fotorreceptora. La *rodopsina*, consiste en una lipoproteína, la *opsina* y un cromóforo, designado como *retinal*, un compuesto de vitamina A con un pico de sensibilidad espectral a 500 nm. . Un cromóforo es la parte de una molécula responsable de su respuesta a la luz. La percepción de color se produce cuando una molécula absorbe ciertas cantidades de luz visible y las transmite, o refleja otras. El cromóforo es una región en la molécula en que la diferencia de energía entre dos orbitales moleculares¹⁸ cae dentro del rango del espectro visible. Los conos, por otra parte contienen tres pigmentos visuales con picos de sensibilidad espectral a 450 nm (conos azules), 525 nm (conos verdes) y 555 nm (conos rojos). Los tres pigmentos comparten el mismo cromóforo que los bastones y sus diferentes sensibilidades espectrales se deben a diferencias en la opsina. El retinal es la parte sensible a la luz y puede presentarse en dos formas: *cis-retinal* y *trans-retinal*. En la obscuridad el retinal está en la forma *cis*, que va acompañada de hiperpolarización generando así un impulso nervioso transmisible, pero cuando absorbe un fotón de luz cambia rápidamente a la forma *trans*, lo que cambia su forma y por consecuencia la forma de la lipoproteína opsina, proceso que se designa como *blanqueo*. La reacción inversa, es decir de retinal *trans* a *cis* requiere una reacción enzimática y es más lenta, lo que explica porqué una persona se queda casi ciega cuando pasa de una zona de luz intensa a una zona oscura, según se mencionó en la sección en que se trató la adaptación. En condiciones de luz intensa casi todo el retinal está en forma *trans* y requiere un tiempo para formar suficiente retinal *cis* para responder a la menor intensidad luminosa.

¹⁸ En química un orbital molecular es una función matemática que describe el comportamiento ondulatorio de un electrón en una molécula.

Transmisión neuronal

La función de una neurona es transmitir información en el sistema nervioso y la *transmisión neuronal* o *neural* ocurre cuando una neurona se activa o se “dispara” y envía un impulso eléctrico. La activación (disparo) ocurre cuando la neurona es estimulada por presión, calor, luz o información química de otras células. El tipo de estimulación necesaria para producir el disparo depende del tipo de neurona. A través de la membrana celular que separa el interior de ésta del exterior se tiene un potencial de polarización de la célula que se designa como *potencial de reposo* cuando la célula no está activa eléctricamente. El potencial de reposo es de unos -70 milivolts y es causado por los diferentes tipos de iones en el interior y el exterior de la célula. Las neuronas tienen dos tipos de potenciales: el potencial de reposo y el potencial de acción. Un potencial de acción es un evento de corta duración en que el potencial a través de la membrana de una célula aumenta y

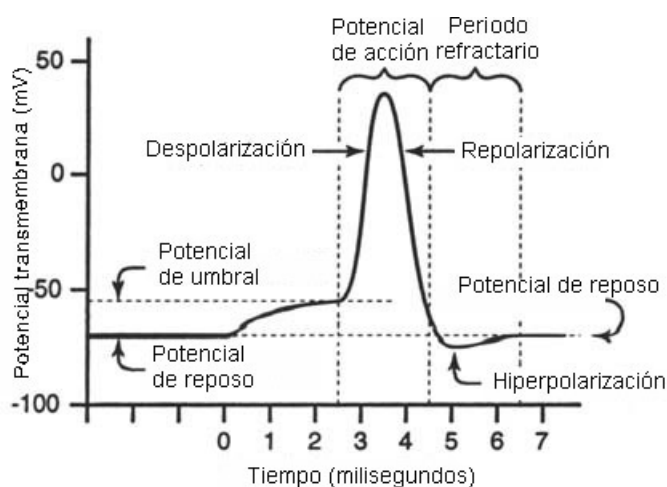


Fig.[] Potencial de acción

tencial de reposo, que puede definirse como un voltaje estable en las células de los animales y plantas²¹. Desde el punto de vista biofísico no hay diferencia entre el potencial de reposo y los cambios dinámicos de voltaje²² como el potencial de acción. Todos estos fenómenos se deben a cambios específicos en la permeabilidad de la membrana para el potasio, sodio, calcio y cloro.

Los canales iónicos comienzan a abrirse rápidamente si el potencial transmembrana se eleva sobre el potencial de reposo a un valor definido designado como *umbral*. Cuando los canales se abren permiten la entrada al interior de la célula de iones de sodio, lo que cambia el gradiente electroquímico que, a su vez, produce un aumento adicional del potencial transmembrana causando que se abran más canales y a la circulación de mayor corriente eléctrica. Este proceso “explosivo” continúa hasta que abren todos los canales iónicos disponibles produciendo un aumento grande en el voltaje a través de la membrana, alcanzando un valor de unos 40 mV y causando que la polaridad de ésta se invierta causando que los canales iónicos se cierren rápidamente. Al cerrarse los canales de sodio, los iones de sodio no pueden ya entrar a la neurona y se transportan

disminuye rápidamente en la forma mostrada en la figura [] y ocurre en varios tipos de células animales que incluyen a las neuronas, células musculares y endocrinas así como en algunas células de las plantas. En las neuronas desempeñan un papel fundamental para la comunicación entre células y se designan también como *impulsos nerviosos*¹⁹. Estos potenciales son generados por tipos especiales de canales iónicos que se abren o cierran según la diferencia de voltaje a través de la membrana. Estos canales están cerrados cuando el potencial transmembrana es cercano al po-

¹⁹ Estrictamente un impulso es una delta de Dirac, $\delta(t)$, una señal de duración cero. Aquí emplearemos el término *impulso* por ser el más usado en este campo, si bien estrictamente hablando se trata de *pulsos nerviosos*.

²⁰ En inglés también se emplea la palabra *spike*, dada la forma de clavo o picuda de los pulsos nerviosos.

²¹ Meister, M. and Berry II, M.J. “The Neural Code of the Retina”. Neuron, Vol. 22, 435-450, March, 1999.

²² Aquí los términos “voltaje” y “potencial” se emplean indistintamente con el mismo significado.

fuera de la membrana. Cuando esto ocurre, se activan los canales iónicos para el potasio con lo que se produce un flujo saliente de iones de potasio regresando el gradiente electroquímico a su estado de reposo. Después de que ha ocurrido un potencial de acción hay un período transitorio negativo, designado como *hiperpolarización* o período refractario debido a la corriente adicional de potasio.

Hay dos tipos de potenciales de acción, uno generado por los canales de sodio disparados por voltaje y el otro de canales de calcio también excitados por voltaje. Los potenciales de acción basados en sodio generalmente tienen duraciones inferiores a un milisegundo, mientras que los basados en calcio pueden durar hasta 100 ms o más. Los potenciales de acción en las neuronas retinales son principalmente basados en sodio.

Una vez producido el potencial de acción la neurona vuelve a su estado de reposo hasta que vuelva a ser estimulada. La frecuencia de la transmisión neuronal, por otra parte, es independiente del nivel de estimulación lo que puede designarse como un principio de *todo o nada*. Es decir, si no se alcanza el potencial de umbral la neurona no se dispara y una vez que alcanza o excede el umbral, el potencial de acción es el mismo independientemente del nivel del estímulo²³. Después de ocurrir el potencial de acción hay un breve período refractario que afecta al disparo de la neurona (período refractario absoluto) en el que neurona no se dispara no importa cuan grande sea el estímulo. Este período refractario es de muy corta duración y es seguido por un período refractario relativo (hiperpolarización) en el que es necesario un estímulo más intenso que el usual para disparar el potencial de acción de nuevo.

Transmisión sináptica.

A diferencia de los circuitos eléctricos en que la conducción puede considerarse como un flujo solamente de electrones, en los circuitos nerviosos suele designarse como *electroquímica*. Aquí las neuronas no están directamente conectadas una a otra y el transporte de cargas es a través de *sinapsis*. Sinapsis es el nombre que recibe la unión entre neuronas en las que se transmite la información.

El sistema nervioso central (SNC) está compuesto por más de 100.000 millones (10^{11}) de neuronas²⁴ que procesan o almacenan la información sensorial. La mayor parte de las actividades del sistema nervioso se inician por una excitación sensorial procedente de receptores sensoriales, ya sean estos visuales, auditivos, táctiles sobre la superficie del cuerpo o de otro tipo. Esta experiencia sensorial puede dar lugar a una reacción inmediata o ser almacenada en el cerebro por tiempo indefinido. Sólo una pequeña parte de la información sensorial provoca una respuesta motora inmediata. Parte del resto es almacenada (*memoria*) para controlar en el futuro actividades motoras o para su utilización en los procesos del pensamiento.

Estructuralmente, las partes principales de una neurona son: *soma* o cuerpo principal, un *axón* único en forma de cola y las *dendritas* que son proyecciones delgadas del soma y se extienden hasta 1mm de distancia por las áreas circundantes de la célula, como se puede apreciar en la

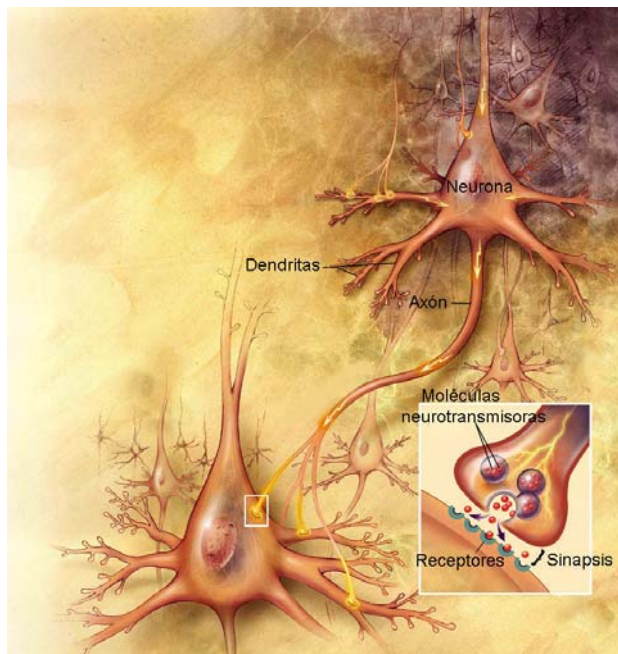
²³ En cierta forma puede decirse que el comportamiento de la neurona es digital.

²⁴ Guyton, A.C. *Tratado de Fisiología Médica*, 8ª Edición. McGraw-Hill Interamericana, 1992.

figura [].

Sinapsis.

- Punto de unión de una neurona con la siguiente, no directamente sino a través de una pequeña separación de designada como *hendidura (cleft) sináptica* como puede verse en la figura []. La neurona receptora se designa como *postsináptica*. La transmisora como *presináptica*.
- Determinan la dirección de las señales. En las sinapsis químicas las señales son unidireccionales.
- También, su actividad está controlada por señales facilitadoras o inhibitoras procedentes de otras áreas del sistema nervioso.
- Algunas neuronas postsinápticas responden con un gran número de impulsos, en tanto otras lo hacen con unos pocos.
- Llevan a cabo una acción selectiva, bloqueando a menudo las señales débiles y permitiendo el paso de las más fuertes.



- A menudo canalizan las señales en muchas direcciones diferentes en lugar de hacerlo en una sola dirección.
- La memoria (almacenamiento de información) también es función de las sinapsis. Cada vez que ciertos tipos de señales sensoriales atraviesan determinadas secuencias de sinapsis, éstas se vuelven cada vez más capaces de transmitir las mismas señales la próxima vez, un proceso que se designa como *facilitación*.
- No se conocen con precisión los mecanismos por los que tiene lugar la *facilitación*.

Fig.[]. Transmisión neuronal

La información en el sistema nervioso central se transmite principalmente en forma de *impulsos nerviosos* que pasan sucesivamente de una neurona a otra sin embargo no es tan evidente que:

1. Pueda bloquearse al transmitirse de una neurona a la siguiente.
2. Pueda pasar de un impulso único a una serie de impulsos repetitivos.
3. Pueda integrarse con impulsos procedentes de otras neuronas para crear tipos muy intrincados de impulsos en neuronas sucesivas.

Todas estas funciones se pueden clasificar como *funciones sinápticas de las neuronas*.

En el mundo animal existen básicamente dos tipos de sinapsis: *química y eléctrica*. Todas las sinapsis que se encuentran en el ser humano para la transmisión de señales son *químicas*. En éstas, la primera neurona secreta a la sinapsis una sustancia química llamada *neurotransmisor*, que a su

vez actúa sobre los receptores proteicos de la membrana de la siguiente neurona, excitándola, inhibiéndola o modificando de alguna otra manera su sensibilidad. Se conocen más de 40 neurotransmisores distintos, entre ellos, la acetilcolina, la noradrenalina, la histamina, el ácido gamma-aminobutírico (GABA) y el glutamato.

Por otra parte, la *sinapsis eléctricas* se caracterizan por tener canales directos que conducen la electricidad desde una célula hasta la siguiente. En su mayor parte consisten de en pequeñas estructuras tubulares proteicas denominadas *uniones de intersticio* que permiten el libre movimiento de los *iones* desde el interior de una célula hasta la otra. En el sistema nervioso sólo se han encontrado unas pocas, cuyo significado por lo general se desconoce. Por medio de estas uniones se transmiten los potenciales de acción de fibras musculares lisas a otras y también ocurren en células del músculo cardíaco de una célula a otra en el miocardio.

Las sinapsis químicas del sistema nervioso transmiten sólo *undireccionalmente*. La neurona que secreta el neurotransmisor es la *presináptica* y sobre la que actúa, *postsináptica*. Las neuronas eléctricas transmiten *bidireccionalmente*.

Sobre la superficie de las dendritas y del soma de la neurona se encuentran unos pequeños botones, en número hasta de 10^5 llamados *terminales* o botones presinápticos. De ellos, de un 85 a 95% se encuentran sobre las dendritas y de un 5 a un 20% sobre el soma. Estos botones son las terminales de fibrillas nerviosas que tienen su origen en muchas otras neuronas y, por lo general, sólo unos pocos derivan de la misma neurona. Muchas de estas terminaciones presinápticas son *excitadoras* y secretan una sustancia que excita a la neurona postsináptica, en tanto que muchas otras son *inhibidoras* y secretan una sustancia que inhibe a la neurona.

El botón sináptico está separado del soma neuronal por una *hendidura sináptica* (*synaptic cleft*) cuyo ancho es de 200 a 300 angstroms ($1 \text{ \AA} = 10^{-10}\text{m}$) y contiene dos estructuras para las funciones excitadoras o inhibidoras de la sinapsis: las *vesículas sinápticas* y la *mitocondrias*. Las vesículas sinápticas contienen sustancias neurotransmisoras que, cuando se liberan a la hendidura sináptica excitan o inhiben a la neurona postsináptica. La excitan si la membrana neuronal contiene receptores excitadores y la inhiben si la membrana contiene receptores inhibidores. Las mitocondrias transmiten el adenosín trifosfato (ATP), necesario para sintetizar nuevas moléculas de neurotransmisor. Cuando se extiende un potencial de acción por la terminal presináptica, la despolarización de la membrana ocasiona el vaciado de un pequeño número de vesículas hacia la hendidura. El neurotransmisor liberado produce, a su vez, un cambio inmediato en las características de permeabilidad de la membrana neuronal postsináptica, lo que conduce a la inhibición o excitación de la neurona, dependiendo de las características de sus receptores.

PROCESADO DE INFORMACIÓN EN LA RETINA

Tipo de señales en la retina.

Las señales estándar en el sistema nervioso central son los *potenciales de acción*. La conducción de estas señales no es en la forma de transporte de electrones como en un conductor metálico. Se trata de una forma de conducción electroquímica bastante más compleja y, aunque la señal viaja a menor velocidad que en una línea de transmisión, lo hace también a velocidades considerables.

Toda nuestra experiencia visual se deriva de secuencias de potenciales de acción que viajan por el nervio óptico al cerebro. Se han propuesto numerosas teorías para explicar cómo estos trenes de impulsos de las células ganglionares de la retina codifican las imágenes percibidas por el ojo. No hay todavía una explicación única ni clara y el tema continúa siendo objeto de investigación.

En la retina hay alrededor de 120 millones de fotorreceptores de los cuales 6 millones son conos y unos 120 millones bastones. Las señales (potenciales de acción) generadas en los fotorreceptores constituyen lo que en términos de circuitos podemos designar como la entrada al sistema visual, bien sea humano o animal. La salida del sistema está constituida por los potenciales de acción de las células ganglionares cuyos axones forman el nervio óptico que las transporta al cerebro. El número de células ganglionares es de alrededor de un millón²⁵. Es evidente que la retina realiza una considerable cantidad de procesamiento de señal para comprimir la información de la señal visual de alrededor de más de ciento veinte millones de fotorreceptores para entregarla a “solo” un millón de fibras nerviosas²⁶. La comprensión de la codificación retinal ha recorrido un largo camino desde el registro de las primeras señales en las células ganglionares hasta la actualidad en que si bien la compresión es considerablemente mejor, podríamos decir que aún guarda numerosas incógnitas.

En la retina hay más de cincuenta tipos diferentes de células. Las que generan las señales son las fotorreceptoras, conos y bastones y las que las transportan al cerebro son las células ganglionares cuyos axones constituyen el nervio óptico. Las células en las capas intermedias constituyen tres tipos principales, entre las cuales también hay una gran variedad y son las células horizontales, las bipolares y las amacrinas. Estas células, junto con las ganglionares, realizan de alguna forma no comprendida aún el procesamiento y compresión de la imagen para su transmisión al cerebro.

Las *células horizontales*, que transmiten señales horizontalmente en la capa plexiforme externa²⁷ desde los conos y los bastones hasta las dendritas de las células bipolares, establecen conexiones laterales entre los cuerpos sinápticos de conos y bastones y también con las dendritas de las células bipolares. Las señales de salida de las células horizontales son siempre inhibitorias, de modo que esta conexión lateral proporciona el mismo fenómeno de inhibición lateral, importante en todos los sistemas sensoriales, es decir, permite la transmisión fidedigna de patrones visuales hacia el sistema nervioso central²⁸, excitando la vía visual desde el área más central donde incide la luz e inhibiendo el área colindante, impidiendo que la señal excitadora se disemine por un área amplia de la retina. Este es un mecanismo esencial que permite una gran precisión visual al transmitir los bordes de la imagen visual contrastados.

Aquí cabe hacer una reflexión importante. En el ojo la imagen se captura en su totalidad y la información se transmite al cerebro *en paralelo*, es decir toda la información de la imagen completa en paralelo. En los dispositivos de captura de imagen utilizados hasta no hace mucho años en

²⁵ Algunos autores dan cifras superiores, hasta de 1'600.000.

²⁶ Meister, M. and Berry II, M.J. “The Neural Code of the Retina”. Neuron, Vol. 22, 435-450, March, 1999.

²⁷ La capa plexiforme externa es una capa de sinapsis neuronales que consiste de una red densa de sinapsis entre las dendritas de las células horizontales y los axones de las células fotorreceptoras. Es mucho más delgada que la capa plexiforme interna en que las células horizontales y amacrinas hacen sinapsis con las células ganglionares.

²⁸ Guyton, A.C. *Tratado de Fisiología Médica*, 8ª Edición. McGraw-Hill Interamericana, 1992.

televisión, concretamente los *tubos de cámara*, la imagen se capturaba elemento a elemento, mediante un proceso de barrido o exploración de la imagen mediante un haz electrónico que barría la imagen punto a punto de derecha a izquierda y de arriba a abajo. En los dispositivos actuales de captura de imágenes como los CCD²⁹, éstas se capturan en su totalidad, pero su transmisión tiene que ser en serie, barriendo o explorando la imagen elemento a elemento como se verá en el capítulo relativo a la imagen de televisión. En el sistema visual no hay tal barrido, la información de la imagen completa se transmite directamente al cerebro, que la procesa, además del procesamiento realizado en la retina de una forma todavía no bien conocida, pero sin duda, maravillosa y aún no bien comprendida.

Las *células bipolares* transmiten señales desde los bastones, los conos y las células horizontales a la capa plexiforme interna donde establecen sinapsis con células amacrinas o ganglionares.

Las *células amacrinas* transmiten señales en dos direcciones, bien directamente de las células bipolares a las ganglionares o bien horizontalmente, dentro de la capa plexiforme, entre los axones de las células bipolares, las dendritas de las células ganglionares y otras células amacrinas, o entre estas últimas.

Las *células ganglionares* transmiten señales de salida de la retina por el nervio óptico hasta el cerebro.

Un sexto tipo de célula en la retina es la célula *interplexiforme* que transmite señales en dirección retrógrada desde la capa plexiforme interna a la plexiforme externa. Estas señales son todas inhibitorias y se cree que controlan la diseminación lateral de señales visuales por las células horizontales en la capa plexiforme externa. Su papel probablemente sea el de controlar el grado de contraste de la imagen visual³⁰.

Desde un punto de vista evolutivo, puede decirse que la retina posee un tipo muy antiguo de visión basada en los bastones y un tipo nuevo de visión basado en los conos. Las neuronas y las fibras nerviosas que conducen las señales visuales de los conos son considerablemente mayores que las de los bastones y sus señales se conducen al cerebro con una rapidez de dos a cinco veces mayor. Los circuitos de los dos sistemas son también ligeramente diferentes.

Como se puede apreciar de todo lo anterior el procesamiento de señal que se lleva a cabo en la retina es sumamente complejo y, como se mencionó en párrafos anteriores, aún no bien entendido. El hecho real es que en la retina bien sea por convergencia de señales o alguna forma de multiplexado, o ambos, se realiza una compresión de imagen y que, el cerebro, también de alguna forma tampoco bien conocida, realiza un procesamiento adicional que nos permite visualizar las imágenes adecuadamente.

El tipo de procesamiento de señal que se realiza en la retina es completamente diferente al que se realiza al procesar las imágenes electrónicas digitalmente, si bien podrán quizá encontrarse algunos aspectos o principios comunes. Este tema se tratará en capítulos subsecuentes.

²⁹ Charge Coupled Device o Dispositivo Acoplado por Carga.

³⁰ Guyton, *op. cit.*

